УДК 598.2:591.51(552.174)

А. В. Молодовский

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ СТАЙНОГО ПОСТРОЕНИЯ ПТИЦ В ПОЛЕТЕ

СООБЩЕНИЕ I. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ

Изучением строя птиц в полете начали заниматься более ста лет тому назад (Брем, 1866; Корнелиус, 1866). В конце прошлого и в начале настоящего столетия интерес орнитологов к формам птичьих стай и их роли во время сезонных передвижений птиц значительно возрос (Алфераки, 1890; Бутурлин, 1898, 1906, 1909; Житков, Бутурлин, 1907 и др.), хотя их работы носили описательный, а иногда и полемический характер. Уже первый анализ причин построения стайных птиц в полете (Бутурлин, 1906; Житков, Бутурлин, 1907 и др.) привел к выводу о несомненном выигрыше стайного построения птиц при дальних перелетах. Однако большинство вопросов стайного полета птиц оставались невыясненными до последнего времени (Промптов, 1941; Гладков, 1949; Михеев, 1958; Якоби, 1963, 1965, 1967, 1974; Вязович, 1973; Михеев, Резанов, 1978 и др.). Ни один из исследователей полета птиц стаей не классифицировал полностью форм птичьих стай в полете, не делал попыток изучения экологических основ их построений, не исследовал морфофункциональные связи у стайных птиц и эволюцию (генезис) их стайных построений, не рассматривал вопросы прогнозирования и пути управления стайной миграцией птиц. Вместе с тем, используя механизм эстафетной ориентации и навигации стай во время пролета (Якоби, 1967, 1976), возможно прогнозировать стайную миграцию птиц (Молодовский, 1987), что необходимо для предотвращения возможных столкновений птиц с самолетами (Якоби, 1974; Молодовский, 1988 и др.). Кроме этого, экологический и этологический подходы важны при решении многих вопросов систематики и эволюции птиц, на что неоднократно указывали известные отечественные исследователи (Промптов, 1941; Дементьев, 1964, 1965; Юдин, 1965, 1974; Мантейфель, 1972; Ильичев, 1973; Шилов, 1973; Панов, 1978; Познанин, 1978, 1988 и др.).

Можно наметить четыре основные группы вопросов, относящиеся к проблеме построения птичьих стай в полете: 1) аэродинамические закономерности строя птиц; 2) параметры полета птиц (время, высота, скорость, направление) и их связь с погодными условиями; 3) взаимосвязь массового пролета птиц с сезонной атмосферной циркуляцией и 4) морфо-функциональные и экологические особенности птиц, проявляемые в типах полета, в показателях зрения птиц и т. д., и объясняющие характер их стайных построений в полете. В данной работе рассматриваются как закономерности стайного построения птиц в полете под углом зрения последней группы вопросов, являющимися ключевыми для их понимания, так и возможные пути эволюции форм птичьих стай. Тем более, что другие вопросы данной проблемы частично рассмотрены нами ранее (Молодовский, 1975а, б, в, 1980, 1981а, б, 1987, 1990а, б и др.).

Материалом для данного анализа послужили круглосезонные многолетние (1956—1990 гг.) полевые наблюдения автора, главным образом в Волжско-Каспийском регионе (табл. 1). Собраны данные о 140 тыс. стай, находящихся на отдыхе, за сбором корма и в полете. Кроме визуальных наблюдений за стаями и их скоплениями по разработанной методике (Молодовский, 1985а), проводилось фотографирование на черно-белую и цветную обратимую фотопленку с использованием объективов «Юпитер-8» и «МТО-300». Учтены также сведения о стайном полете птиц и в других регионах страны из многочисленных, главным образом фаунистических и экологических работ отечественных орнитологов (Мензбир, 1895; Алфераки, 1900, 1904; Дементьев, Гладков и др., 1951—1954; Портенко, 1972—1973; Панов, 1973 и др.).

Таблица 1. Количество стай птиц, наблюдаемых в Волжско-Каспийском регионе в 1956—1990 гг.

Группы, отряды и семейства птиц	Горьковское водохранилище	Волго-Вятский район	Чебоксарское водохранилище	Дельта Волги и северный Прикаспий	Волжско-Уральское междуречье	Долина р. Урала	Восточный Прикаспий и Устюрт	Юго-Западный Прикаспий
Гагароподобные								
Гагары	—	5	3	—	—	—	4	—
Поганки	6	35	10	108	4	69	150	74
Аистоподобные								
Пеликаны	—	—	—	155	—	5	3	361
Бакланы	—	—	—	5585	—	195	4135	3560
Цаплевые	69	415	53	7510	—	1186	56	252
Ибисовые	—	—	—	560	—	55	—	—
Фламинго	—	—	—	398	—	47	577	53
Гусеобразные	1582	3738	245	14113	176	1601	11645	1225
Дневные хищные птицы	22	378	15	35	5	56	15	3
Куроподобные								
Куриные	51	163	12	5	15	255	19	37
Пастушки	38	153	14	348	5	110	595	615
Журавли	13	257	31	45	15	45	6	—
Дрофы	—	—	—	15	45	220	5	315
Кулики	515	2075	135	4653	10	733	3455	640
Чайки	1157	13635	591	10863	76	4681	2901	3071
Рябки	—	—	—	—	—	11	467	—
Голуби	383	8378	321	154	25	722	76	51
Сизоворонкоподобные								
Длиннокрылые	75	831	46	12	—	64	17	—
Щурковые	26	76	37	122	5	592	3	—
Воробьиные	3465	8722	671	333	27	505	298	301
Всего 140006	7402	38861	2184	45014	408	11152	24427	10558

Примечание: смежные районы наблюдений (рис. 1) для компактности таблицы объединены; в таблицу не включены стаи птиц, наблюдаемые на Черном море (1980 г.) и в северо-восточном Приаралье (1982)

Экологические основы группового полета птиц. Полет птиц стаей является выражением их группового поведения. Стаи птиц имеют разностороннее биологическое значение, т. е. мультифункциональны. Они связаны со всеми главными жизненными функциями птиц: питанием, размножением (колониальные виды), защитой от врагов, движением, включая полет. Стая птиц отличается от скопления единством согласованного поведения (Молодовский, 1976а, 1980). Скопление большого числа птиц чаще разных, хотя и экологически близких форм, является, как правило, временным образованием в местах массового корма, линьки, отдыха и зимовки. Нами было установлено (Молодовский, 1975а, 1979а, б, 1980, 1981а и др.), что формы птичьих стай в полете видоспецифичны и бывают простыми и сложными, слагающимися из элементов простых построений. Экологическую и этологическую основу стайных построений птиц составляет стереотип их видового поведения, выработанный в процессе кормодобывательной адаптивной активности (Молодовский, 1976а, б, 1978а, б, 1979а, 1982а, 1985 и др.). Поэтому групповое построение птиц в полете, обычно, свойственно лишь видам птиц, которые коллективно кормятся, а часто и колониально гнездятся. Стайные формы птиц в полете сохраняют свою видоспецифичность построения как при ближних (местных), главным образом поисковых кормовых полетах, так и при дальних миграциях. У всех видов стайных птиц видоспецифичность стаеобразования проявляется в характере их стайных построений во время кормежки (в трех природных средах: на земле, на воде и в воз-

Таблица 2. Стайные построения птиц во время сбора корма, отдыха и полета

Группы, отряды и семейства птиц	Скученные			Линейные					
	Беспорядочные	Упорядоченные							
	Рыхлые и плотные	Шар, овал, эллипс, капля, запятая	Заполненные углы, клин, дуга и лента	Цепочка и змейка	Скосы, клин, углы, зигзаги	Ромб	Шеренга и волнистый ряд	Дуга	Круг
Гагароподобные									
Гагары	КОП			КП					
Поганки	КОП			КП	П				
Буревестники	ОП		П						
Аистоподобные									
Пеликаны	ОП		ОП	ОП	П		КП	КОП	КОП
Бакланы	ОП		П	КОП	П	П	КОП	КП	
Цаплевые	КОП		П	КОП	КП		КОП	КП	КОП
Аистовые	КП		П	П	П				
Ибисовые	О		П	КП	КП		КП	П	
Фламинго	КОП		П	ОП	П		КОП	П	
Гусеобразные	КОП	КОП	КОП	КОП	КОП	П	КОП	КП	
Дневные хищные птицы	КОП		КП	КОП	П				
Куроподобные									
Куриные	КОП		КОП						
Пастушки	КОП	КОП	КП	КП					
Журавли	КОП		П		П	П	П		
Дрофы	КОП	КОП	П	П	П			П	
Кулики	КОП	КОП	КОП	КОП	КОП	П	КОП	П	
Чайки	КОП	КОП	КОП	П	ОП		КОП	П	
Чистики	КОП		КОП	П	ОП		П		
Рябки	КОП	П	П	П	П				
Голуби	КОП	П	П		П			П	
Сизоворонкоподобные									
Длиннокрылые	КОП			КП					
Щурковые	КОП	КП	П						
Воробьиные	КОП	КОП	КОП	П	П				

Примечание: К — строй птиц во время сбора корма; О — строй птиц во время отдыха; П — строй птиц в полете.

ISSN 0084-5604. Вестн. зоологии, 1992, № 6

духе), а часто и отдыха, с формами стай при полете (Молодовский, 1990а, б).

Данная закономерность хорошо выявляется при сравнении особенностей построения птиц даже в масштабе отдельных семейств и отрядов птиц, что показано в табл. 2, в которой группы стайных птиц даны без разделения их на виды в объеме крупных таксонов, внутри которых большее или меньшее число видов ведет стайный образ жизни. В таблице приведен перечень лишь основных форм птичьих стай, включая разновидности скученных и простых линейных построений, которые образуют составные части сложных построений. Из данных таблицы вытекает, что, во-первых, у древних групп птиц с узкоспециализированной кормодобывательной поведенческой адаптацией (гагары, поганки, дневные хищные птицы и куриные) наблюдается небольшой набор форм стайных построений, включая полет. Во-вторых, у групп, главным образом молодых, с широкой кормодобывательной адаптивной радиацией (цаплевые, гусеобразные, кулики, чайки) — наибольший набор скученных и линейных форм стай как во время сбора корма и отдыха, так и в полете.

В-третьих, хорошие летуны с узкоспециализированной кормодобывательной адаптацией (буревестники, рябки, длиннокрылые, щурки) обладают наименьшим набором форм стайных построений. В-четвертых, большое разнообразие линейных построений в полете присуще древним группам птиц с узкой пищедобывательной адаптацией и с коллективными действиями при добывании корма — ловле, главным образом рыбы (пеликаны, бакланы). Наконец, наравне с этим, есть группы стайных птиц различного возраста как аисты, ибисовые, фламинго, пастушки, журавли, дрофы, чистики, голуби и воробьиные птицы с узкой и средней степенью развития кормодобывательной адаптации, обладающие средним числом набора стайных форм.

Причем, у дроф, голубей и воробьиных птиц линейные построения в полете долго не сохраняются.

Из всего сказанного можно сделать общий вывод, что формы птичьих стай в полете имеют экологическую природу, отражая эволюцию класса птиц.

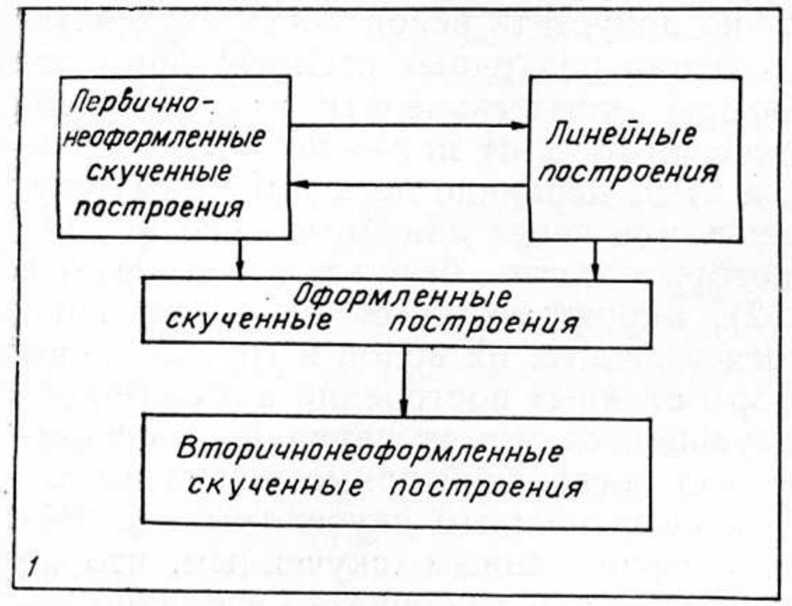
Ряды трансформационных построений птиц в полете и их эволюция. Принимая за основу стайного построения птиц в полете его экологическую природу, рассмотрим порядок наблюдаемых стайных перестроений птиц в полете и их генезис. Нами было установлено (Молодовский, 1977, 1985, 1990а), что существует определенная последовательность смены стайных форм в полете птиц или наличие двух рядов взаимно переходящих друг в друга построений птиц (т. е. рядов трансформационных форм), а именно — скученных и линейных. К первому ряду относятся рассеянные рыхлые и плотные скученные беспорядочные (неоформленные) и упорядоченные стаи, а ко второму — линейные построения различных конфигураций. При условии, что неупорядоченные скученные построения, как чаще встречающиеся и менее строгие по форме, следует принять в эволюции стайных построений птиц в полете за исходные (т. е. первичные), то наблюдаемое у многих птиц упорядочение стайных форм как скученных, так и линейных, следует принять за прогрессивное явление (т. е. вторичные построения). Тем более, что увеличение линейных и упорядоченных скученных форм внутри систематических групп птиц, как правило, отражает бо́льшую кормодобывательную адаптивную радиацию видов.

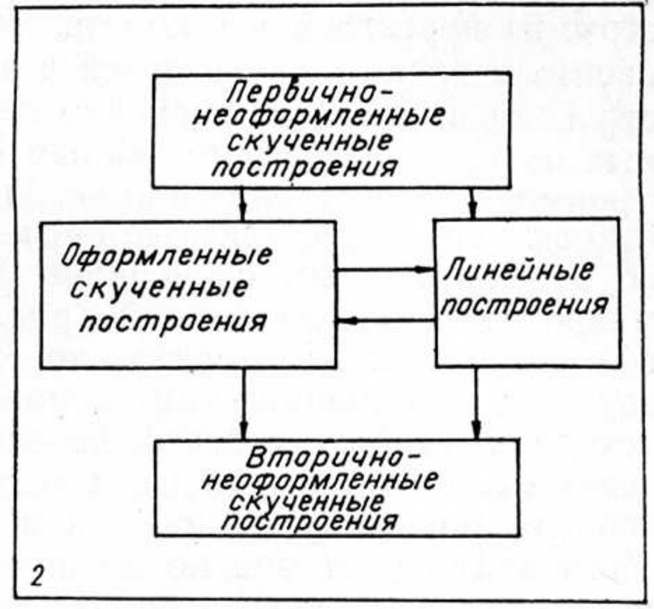
В таблице указаны стайные построения птиц относительно их семейств и отрядов, объединенных в четыре группы по их взаимному родству и положению в системе. Из данных таблицы следует, что у древних гагароподобных птиц с их узкоспециализированной кормодобывательной адаптацией наблюдается наименьшее разнообразие, главным образом скученных построений, увеличивающихся от гагар и буревестников

к поганкам. В группе аистоподобных птиц увеличение разнообразия стайных построений происходит от дневных хищных птиц через аистовых, ибисовых и фламинго к гусеобразным, цаплевым и веслоногим (пеликаны, бакланы), где преобладают линейные формы. Среди куроподобных птиц происходит увеличение числа построений птичьих стай от куриных и пастушков (лысуха) через журавлей, дроф, рябков и чистиков к голубям, куликам и чайкам, обладающим наибольшим набором упорядоченных построений как скученных, так и линейных. В группе сизоворонкоподобных птиц увеличение числа стайных птиц, летающих различными построениями, происходит от длиннокрылых к сизоворонковым (щурки и др.) и воробьиным (вороновые, жаворонковые, свиристелевые, дроздовые и др.). Таким образом, наибольший диапазон стайных форм и соответственно их перестроений в полете наблюдается в группах аисто- и куроподобных птиц.

Сопоставление сочетаний форм стай и их устойчивости, наблюдаемой при полете птиц, приводит к мысли, что у некоторых видов птиц из числа чистиков, рябков, голубей, чаек и воробьиных произошли частичная утрата чисто линейных форм и возврат ко вторично неоформленным скученным построениям, внутри которых часто наблюдаются элементы линейных форм (микроскосы, микроуглы и т. д.), хотя долго и не сохраняющиеся. Вероятнее всего, это могло произойти в первых трех из пяти

Рис. 1. Карта районов Волжско-Каспийского региона, где проводились наблюдения за стаями птиц в 1956—1990 гг. (За пределами Волжско-Каспийского региона наблюдения за стаями птиц проводились на побережье Тендровского залива Черного моря в Черноморском заповеднике, январь 1980 г. и в северо-восточном Приаралье на оз. Камыслыбас, октябрь 1982 г.); *1* — Горьковское водохранилище (1959—1963, 1975—1977, 1979 и 1980, 1988—1990 гг.); *2* — долина р. Ветлуги (1961 и 1976, 1986—1988 гг.); *3* — долина р. Чепцы (1978—1982, 1989 г.); *4* — долина Верхней и Средней Волги в Горьковской обл. (1958—1990 гг.); *5* — долина нижнего течения р. Оки (1959 и 1962—1990 гг.); *6* — долина р. Суры и Чебоксарское водохранилище на территории Горьковской обл. (1972—1974, 1983, 1985 и 1986 гг.); *7* — долина р. Урала от г. Оренбурга до г. Илека (1977 г.); *8* — долина р. Урала от г. Уральска до г. Гурьева (1956—1958, 1978—1980, 1982 и 1987—1990 гг.); *9* — Волжско-Уральское междуречье (1958 и 1978 гг.); *10* — долина нижнего течения р. Ахтубы (1976 и 1981 г.); *11* — дельга Волги: районы среднего и нижнего течения р. Бузана и Обжоровского участка Астраханского заповедника (1973, 1975, 1976, 1980, 1983, 1984 и 1986 г.); *12* — северный Прикаспий: морское побережье от п. Ганюшкино (Новинские о-ва) до г. Гурьева (1978—1981, 1983 и 1984, 1987—1990 гг.); *13* — дельта р. Урала (1958 г.); *14* — горный и равнинный Мангышлак и Западный Устюрт (1956 и 1957 г.); *15* — Большой и Малый заливы им. С. М. Кирова, Ивановский банк, Лебяжья и Куринская косы, Лопатинские и Акушинские разливы, район поста Кулагина на территории Кызыл-Агачского заповедника (1975 и 1978 г.); *16* — Каспийское побережье от залива Кара-Богаз-Гол до г. Красноводска, северная часть Красноводского залива с косой и внутренняя часть Красноводского плато (1979 г.).





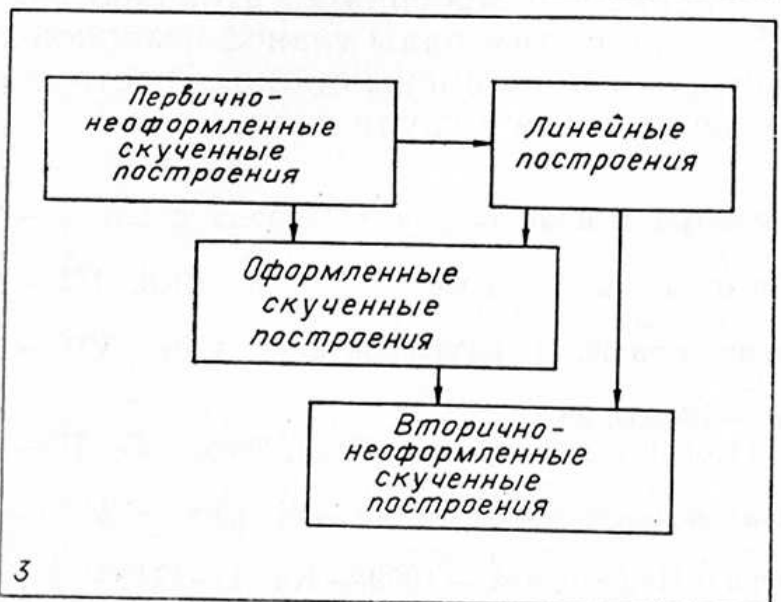


Рис. 2. Смена форм стайных построений птиц в полете в эволюции класса птиц: *1* — первый путь непрямой смены форм; *2* — второй путь; *3* — общая схема смены форм.

рассматриваемых нами отрядов в связи с их строго направленной узкой кормодобывательной адаптацией, а в двух последних (чайки и воробьиные птицы) — в результате более высокого уровня общих поведенческих реакций. Таким образом, генезис стайного построения птиц в полете является косвенным отражением как совершенствования их группового сбора пищи и адаптивного поискового полета, так и общего уровня развития. Поэтому именно молодым группам птиц (голенастые, кулики, чайки) с наиболее широкой радиацией кормовых адаптаций присущи и наибольший набор, главным образом упорядоченных стайных построений, размах и частота их перестроений в полете.

С учетом последовательности усложнения форм птичьих стай в полете (т. е. ступеней стаеобразования) логичнее принять деление всех стайных форм (т. е. их структуры) на две группы — на неоформленные (неупорядоченные) и на оформленные (упорядоченные) с подразделением первых на первичноскученные как рыхлые (т. е. рассеянные), так и плотные, и на вторичноскученные — рыхлые, плотные и частично линейные, а вторых, в свою очередь,— на скученные (рыхлые и плотные) и строго линейные построения простые и сложные. Сравнивая уровень прогрессивной эволюции у отдельных видов и групп птиц в отношении их способности к полету (типы полета), экологической пластичности, главным образом с точки зрения кормодобывательной адаптации и группового строя во время полета и сбора пищи, можно наметить основные гипотетические пути эволюции образования строя стай у птиц. При этом схема последовательного усложнения стайных построений птиц от первично неоформленных скученных форм к строго линейным, а от них через оформленные скученные построения ко вторично неоформленным скученным построениям представляется нам неоправдано упрощенной. Судя по разнообразию, наибольшим сочетаниям стайных построений птиц и ча-

стоте их перестройки в полете, можно допустить вероятность двух независимых друг от друга путей в эволюции различных стайных форм построений птиц: 1) от первично неоформленных скученных или от линейных построений к оформленным скученным, а от них — ко вторично неоформленным скученным (рис. 1), и 2) от первично неоформленных скученных через оформленные скученные или через линейные — ко вторично неоформленным скученным, которые часто бывают с элементами микролинейных построений (рис. 2). Вероятнее всего, что в эволюции птиц оба эти пути имели место, хотя у разных их видов и групп. Таким образом, в эволюции птиц смена форм стайных построений в полете происходила, вероятнее всего, по следующей схеме: от первично неоформленных скученных (рыхлых и плотных) построений прямо или через линейные, или сразу от последних,— к оформленным скученным построениям и далее от них ко вторично неоформленным скученным, что не исключает и прямого перехода от линейных построений ко вторично неоформленным скученным формам. В связи с этим ряды трансформационных форм должны отражать последовательность смены стайных построений птиц в полете в эволюции отдельных видов и групп птиц.

Алфераки С. Н. Летят ли птицы против ветра или за ветром // Природа и охота.— 1890.— Июль.— С. 1—13.

Алфераки С. Н. Утки России.— Спб.: Литотип. Л. Э. Мюнстера, 1900.— Вып. 1/3.— 224 с.

Алфераки С. Н. Гуси России.— М.: Типолит. т-ва И. Н. Кушнеров и К°, 1904— VII.— 189 с.

Брем А. Жизнь птиц.— Перевод Страхова.— 1866.— 286 с.

Бутурлин С. А. Полет птиц против ветра // Псовая и руж. охота.— Тула, 1898.— Кн. II.— С. 38—44.

Бутурлин С. А. Почему птицы летят правильным строем // Там же.— М. 1906.— № 1.— С. 127—145.

Бутурлин С. А. О полете птиц против ветра // Наша охота.— 1909.— Кн. 4.— С. 33—51.

Вязович Ю. А. Дикие утки Белоруссии.— Минск: Выш. шк., 1973.— 128 с.

Гладков Н. А. Биологические основы полета птиц.— М.: Изд-во Моск. о-ва испыт. природы, 1949.— 247 с.

Дементьев Г. П. Задачи экологической классификации птиц и понятие о жизненных формах // Проблемы орнитологии.— Львов: Изд-во Львов. ун-та, 1964.— С. 5—17.

Дементьев Г. П. Систематика птиц (современное состояние и некоторые проблемы) // Современные проблемы орнитологии.— Фрунзе: Илим, 1965.— С. 11—64.

Дементьев Г. П., Гладков Н. А. (Общая редакция). Птицы Советского Союза.— М.: Сов. наука, 1951/1954.— С. 1/6.

Житков Б. М., Бутурлин С. А. О строе перелетных птиц // Дневник кружка любителей певчей и др. вольной птицы.— 1907.— **5**.— С. 19—31.

Ильичев В. Д. Адаптации — экологические параллелизмы — мозаичная эволюция // Журн. общ. биол.— 1973.— **34**, № 1.— С. 66—80.

Корнелиус К. Переселяющиеся животные.— Перевод С. Усова.— 1866.— 60 с.

Мантейфель Б. П. Экологические и эволюционные аспекты поведения животных // Поведение животных. Экологические и эволюционные аспекты.— М.: Наука, 1972.— С. 31—32.

Мензбир М. А. Птицы России.— М.: Типолит. т-ва И. Н. Кушнеров и К°, 1895.— Т. 1 / 2.— 1120 с.

Михеев А. В. Стаи птиц // Охота и охот. хоз-во.— 1958.— № 10.— С. 23—24.

Михеев А. В., Резанов А. Г. Смешанные стаи аистообразных и ржанкообразных // Трансконтинентальные связи перелетных птиц и их роль в распространении арбовирусов.— Новосибирск: Наука, 1978.— С. 142—144.

Молодовский А. В. Формы птичьих стай в полете во время миграций // Материалы Всесоюз. конф. по миграциям птиц.— М.: Изд-во МГУ, 1975а.— Ч. 1.— С. 77—80.

Молодовский А. В. Влияние ветра на форму птичьих стай и характер их полета в период миграций // Там же.— 1975б.— С. 80—82.

Молодовский А. В. Ритмика сезонных миграций водоплавающих птиц на Южном Мангышлаке // Материалы IX симпозиума «Экология вирусов».— Душанбе: Дониш, 1975в.— С. 94—95.

Молодовский А. В. Экологические и эволюционные аспекты стайного построения птиц в полете // Групповое поведение животных.— М.: Наука, 1976а.— С. 264—266.

Молодовский А. В. Экологические основы стайного построения птиц в полете // Материалы совещ. по промысловой орнитологии.— М., 1976б.— С. 18—21.

Молодовский А. В. Ряды трансформационных стайных построений птиц в полете: Тез. докл. 7 Всесоюз. орнитол. конф.— Киев: Наук. думка, 1977.— Ч. I.— С. 283—285.

Молодовский А. В. О связи стайного построения птиц в полете в период миграций с некоторыми особенностями их зрения: Тез. докл. Второй Всесоюз. конф. по миграциям птиц.— Алма-Ата: Наука КазССР, 1978а.— Ч. I.— С. 45—47.

Молодовский А. В. К вопросу об экологических основах стайного построения птиц в полете // Наземные и водные экосистемы: Межвуз. сб. ГГУ.— Горький, 1978б.— С. 154—159.

Молодовский А. В. Некоторые особенности зрения птиц и их стайные построения в полете // Зоол. журн.— 1979а.— 58, вып. 5.— С. 685—692.

Молодовский А. В. Стайные построения птиц в полете на зимовках в Кызыл-Агачском государственном заповеднике // 50 лет Кызыл-Агачскому заповеднику: Тез. докл. науч. сессии.— Ленкорань, 1979б.— С. 13—15.

Молодовский А. В. Простые формы птичьих стай // Орнитология.— 1980.— Вып. 15.— С. 94—103.

Молодовский А. В. Сложные формы птичьих стай // Там же.— 1981а.— Вып. 16.— С. 51—57.

Молодовский А. В. Зоогеографические аспекты стайных зимовок птиц на Каспии // Вестн. зоологии.— 1981б.— № 5.— С. 88—91.

Молодовский А. В. Экологические основы группового полета птиц // XVIII Междун. орнитол. конгр.: Тез. докл. и стендовых сообщ.— М.: Наука, 1982.— С. 203.

Молодовский А. В. К методике изучения стайной миграции птиц // Наземные и водные экосистемы: Межвуз. сб. ГГУ.— Горький, 1985.— С. 16—25.

Молодовский А. В. Сезонная миграция стайных птиц и ее прогнозирование // Там же.— 1987.— С. 46—51.

Молодовский А. В. Осенняя концентрация стайных птиц в районе г. Горького // Экология птиц Волжско-Уральского региона: Информационные материалы.— Свердловск: УрО АН СССР, 1988.— С. 66—68.

Молодовский А. В. О стайном полете веслоногих, голенастых и фламинго // Вестн. зоологии.— 1990а.— № 3.— С. 53—60.

Молодовский А. В. О групповом поведении лебедя-шипуна и лебедя-кликуна // Экология и охрана лебедей в СССР: Материалы второго Всесоюз. совещ. по лебедям СССР.— Мелитополь, 1990б.— Ч. II.— С. 116—118.

Панов Е. Н. Птицы Южного Приморья (фауна, биология и поведение).— Новосибирск: Наука, 1973.— 376 с.

Панов Е. Н. Механизмы коммуникации у птиц.— М.: Наука.— 1978.— 304 с.

Познанин Л. П. Экологические аспекты эволюции птиц.— М.: Наука, 1978.— 147 с.

Познанин Л. П. Экология и эволюция птиц // Экология и поведение птиц.— М.: Наука, 1988.— С. 3—14.

Портенко Л. А. Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля.— Л.: Наука, 1972 / 1973.— Ч. 1 / 2.— С. 324—424.

Промптов А. Н. Сезонные миграции птиц.— М.: Изд-во АН СССР, 1941.— 143 с.

Шилов И. А. Роль группового поведения в поддержании популяционного гомеостаза у позвоночных животных // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки.— 1973.— № 5.— С. 7—18.

Юдин К. А. Филогения и классификация ржанкообразных.— М.; Л.: Наука, 1965.— 261 с.— (Фауна СССР. Птицы; Т. 2. Вып. 1).

Юдин К. А. О перспективах развития систематики животных // Проблемы долгосрочного планирования биологических исследований. Зоология.— Л.: Наука, 1974.— Вып. 1.— С. 4—12.

Якоби В. Э. О приспособительном значении стайного поведения птиц: Тез. докл. V Прибалт. орнитол. конф.— Тарту: Изд-во АН Эст. ССР, 1963.— С. 206—208.

Якоби В. Э. Стайность и ориентация у птиц // Новости орнитологии.— Алма-Ата: Изд-во Наука КазССР, 1965.— С. 438—439.

Якоби В. Э. О приспособительном значении стайного поведения птиц // Тр. V Прибалт. орнитол. конф.— Таллин: Валгус, 1967.— С. 144—151.

Якоби В. Э. Биологические основы предотвращения столкновений самолетов с птицами.— М.: Наука, 1974.— 166 с.

Якоби В. Э. Групповая или стайная ориентация птиц // Групповое поведение животных.— М.: Наука, 1976.— С. 439—441.

Molodovsky A. V. Ecological foundations of flock-flyng of birds // Acta 18 Congr. Intern. ornithol.— 1985b.— 2.— P. 1148.

Нижегородский университет
(603025 Нижний Новгород)

Получено 02.04.91

Basic Regularities of Flock Construction of Birds in Flight. Communication 1. Ecological and Evolution Aspects.— Molodovsky A. V.— Vestn. zool., 1992, N 6.— Observations of 140 thou. bird flocks in flight, at rest and collecting food carried out for many years in the Volga-Caspian region and literary data on other regions of the country have revealed that flock constructions of birds in flight are of the ecological nature which is based on stereotype of species behaviour of birds worked out in the process of food collection. Change of flock constructions evolved from primary-nonarranged crowded (loose and dense) through arranged crowded or linear or straight from them to secon-

dary nonarranged crowded constructions. It reflects a phylogenetic relation and antiquity of certain systematic groups of birds, degree of their food-procuring specialization and type of flight (glide, etc.) as well as the level of the development of general behavioral reactions.

УДК 599.325.2:591.5 (571.642)

Г. А. Воронов, А. М. Басарукин

СЕВЕРНАЯ ПИЩУХА (LAGOMORPHA, LAGOMYIDAE) НА САХАЛИНЕ.

СООБЩЕНИЕ 2. РАЗМНОЖЕНИЕ, ПИТАНИЕ И НЕКОТОРЫЕ БИОЦЕНОТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ

Размножение. Подготовка зверьков к размножению начинается в марте, когда в местах обитания вида еще сохраняется снежный покров глубиной 1—1,5 м, едва начавший разрушаться на южных склонах слабооблесенных гор. Зверьки в это время продолжают вести, как и зимой, подснежный образ жизни и на поверхности появляются изредка, чтобы пробежать 10—15 м к убежищу, местам кормления, гнездования или обратно. В начале апреля у самцов, отловленных в подснежных пустотах и ходах, генеративные органы уже значительно увеличены. По сравнению с осенне-зимним периодом масса семенников у них возрастает в 8—10 раз, достигая в среднем (для одного семенника) 286±67,7 мг при размерах 7—18×3—8 мм, а масса придатка — 19—108 ($M=60,5\pm15,4$) мг. Сперматогенеза у пищух в начале апреля еще нет. Сперматозоиды появляются у некоторых особей (30 % выборки) лишь с середины апреля (в 1988 г.— 13.04). Везикулы у животных в это время отсутствуют. Впервые они начинают отмечаться у зверьков в III декаде апреля (масса 78—105; $M=91,5\pm5,5$ мг). При этом наличие везикул отмечалось у самцов, тестикулы и придатки которых имели не максимальные, а средние размеры и массу. Наибольшего развития генеративные органы самцов достигают в мае — длина и ширина семенников в это время максимально увеличиваются (до 14×8 мм), при массе одного в среднем 422±15,4 мг, придатка семенника — 122,5±15,4 мг, везикул — 175±11,9 мг. У всех особей, исследованных в I декаде мая, отмечается сперматогенез и наличие везикул.

Половые органы самок в апреле еще недоразвиты, но в начале мая также максимально увеличиваются. Длина рогов матки при диаметре 2—2,5 мм достигает 70 мм, масса одного яичника — 30—40 ($M=35,5\pm1,2$) мг, что в 5—6 раз выше, чем у особей, отловленных в первой половине апреля и зимой. Судя по состоянию вагинальных мазков, в мае все самки находятся в фазе предтечки или течки. Сперматозоиды, обнаруженные в вагинальном мазке у особи, отловленной 5.05.1988 г., непосредственно свидетельствуют о начавшихся в это время спариваниях пищух.

В июле в уловах встречаются молодые особи текущего года рождения из первого помета (масса 55—102, $M=85,6\pm10,9$ г и длина тела 129—147, $M=139,3\pm5,3$ мм), перезимовавшие самки на поздней стадии первой и второй беременностей (масса вполне сформировавшихся эмбрионов 4—7,7 ($M=5,6\pm0,5$) г, длина их тела — 48—57 ($M=51,8\pm1,1$), ступни — 7,6—10,0 ($M=8,3\pm0,3$), уха — 3,9—5,2 ($M=4,5\pm0,2$) мм) или лактирующие первый и второй выводки, а также взрослые самцы, участвующие в размножении. Самок, принесших более двух пометов за сезон, нами не обнаружено. Третьего помета у пищух на Сахалине, видимо, не бывает, и в июле спаривания зверьков прекращаются. В пользу этого предположения свидетельствуют приведенные выше данные, а также затухание сперматогенеза и начавшаяся атрофия генеративных органов самцов, наблюдающаяся у особей, добытых в конце июля. У животных исчезают везикулы, по сравнению с особями, исследованными в мае, в 2 раза сокращаются размеры и в 6—4 раза — масса семенников и их придатков (в среднем размеры и масса их соответственно снижаются до 7×4 мм, 70±6,1 и 32±2,8 мг).

Судя по количеству эмбрионов и послеплодных пятен в рогах матки, самка в одном помете приносит 3—4 ($M=3,6$) детенышей. В ноябре—декабре молодые зверьки